

Die Wachdrüsen und die Wachausscheidung bei *Psylla alni* L.

Von Widar Brenner, Helsingfors.

(Mit Tafel IV und 9 Figuren im Text.)

I. Die Entwicklung des Insektes.

Im südlichen Finnland kommt die Psyllide *Psylla alni* ¹⁾ massenhaft auf *Alnus incana* vor. Schon Mitte oder Ende Mai sieht man, daß die jungen Sprossen und Blattwinkel wie von einem weissen Flaum bedeckt sind. Fährt man mit einer Nadel oder dergl. in diesem Flaumhaar herum, so weicht es auseinander, weil die kleinen Larven, die es an dem hinteren Ende des Abdomens tragen, eilig auseinander kriechen. Die Fig. 1 zeigt das erste der vier vorhandenen Larvenstadien. Aus einer bestimmten Zone a rings um die Analöffnung steigen Wachsfäden in die Höhe, die sich bogenförmig nach dem Vorderende des Tierchens zu krümmen und es so oft ganz verstecken. Sie sind auf der Figur weggelassen worden. Zwischen den Wachsfäden findet man meistens dickflüssige Exkremente, die mit Wachs umspunnen sind. Nur ein unbedeutender Teil der Wachsfäden dient aber dazu, die Exkremente zusammenzuhalten.

Beim Hautwechsel wird gewöhnlich die alte Haut mit deren Haarbusch abgeworfen. Zuweilen bleibt sie aber an dem neuen Wachs hängen, das sofort mit grosser Geschwindigkeit hervorwächst.

Die Larve des zweiten Stadiums ist der des ersten ziemlich ähnlich. Sie ist nur ein wenig größer und die Segmentierung des Körpers sowohl wie die Gliederung der Antennen und der Extremitäten ist deutlicher. Das dritte Stadium weist schon erkennbare Flügelanlagen auf, die sich an den Seiten des Thorax entwickeln. Der Körper ist übrigens größer geworden, bleibt aber noch breit und abgeplattet. Das vierte und letzte Stadium ist in der Fig. 2 zu sehen. Extremitäten und Antennen besitzen die bleibende Anzahl Glieder, die Flügelanlagen sind gut entwickelt und die Nebenaugen beginnen schon hervorzutreten. Der Körper ist auch weniger flach als vorher.

Beim Uebergang von der Larve zur Imago finden selbstverständlich die größten Veränderungen statt. Fig. 3 zeigt ein ausgewachsenes,

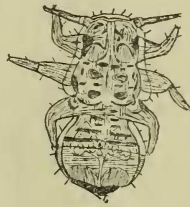


Fig. 1.

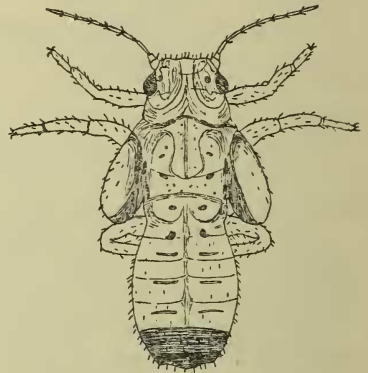


Fig. 2.

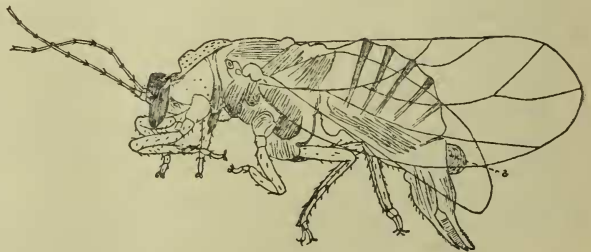


Fig. 3.

Fig. 1. Larve im Stadium I. a: Die Zone, wo die Wachsfäden hervortreten (20 : 1). — Fig. 2. Larve im Stadium IV. (15 : 1). — Fig. 3. Weibliche Imago. a: Mit Wachs umspunnene Exkremente (15 : 1).

¹⁾ Eine ausführliche Beschreibung findet sich schon bei De Geer: „Mémoires de l'histoire des inséctes,“ 1773. Tom. III.

weibliches Exemplar. Der Kopf, ja sogar der ganze Körper ist umgebildet, von den Seiten eher als von oben zusammengedrückt. Zwei Paar große Flügel sind vorhanden, und die hintersten Extremitäten sind mit kräftigen Sprungmuskeln versehen. Männchen und Weibchen sind einander sehr ähnlich und unterscheiden sich augenscheinlich nur durch die verschiedenen gebauten Einrichtungen zum Eierlegen resp. zur Begattung. Was aber in diesem Zusammenhange am meisten interessiert ist, daß das ausgewachsene Insekt in Uebereinstimmung mit seiner Lebensweise kein Wachsbüschel mehr trägt. Dem Männchen fehlt die Fähigkeit Wachs zu erzeugen gänzlich, das Weibchen dagegen scheidet in der Gegend des dorsal gelegenen Afters so viel Wachs aus, daß die Exkremeute darin eingekapselt werden können. (Siehe Fig. 3 a.) Die Imago schlüpft normalerweise in den ersten Tagen des Juli aus.

II. Die Wachsdrüsen der Larvenstadien.

Zwecks einer histologischen Untersuchung der Wachsdrüsen wurden Exemplare von *Psylla alni* auf verschiedenen Entwicklungsstufen fixiert. Sowohl Carnoys als Bruckers Flüssigkeiten gelangten dabei zur Verwendung. Das Material wurde in 96-proz. Alkohol aufbewahrt. Galt es, die Gestaltung der Chitinhaut und die Ausführgänge der Wachsdrüsen zu untersuchen, so wurde einfach die Haut dieser in Alkohol liegenden Exemplare abgezogen. Wenn dagegen der feinere Bau der Drüsen selbst dargelegt werden sollte, dann mußten Serien von Mikrotomschnitten (Dicke meist 5 µ) in üblicher Weise angefertigt werden. Bei der Färbung wurden Heidenhains Hämatoxylin und Thiazinrot R. verwendet.

Untersuchung der Wachsdrüsen auf verschiedenen Entwicklungs-

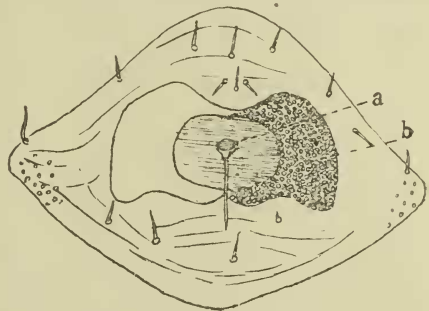


Fig. 4.

Die Chitinhaut am hinteren Teil des Abdomens wurde dadurch freigelegt, daß das Ende des Körpers abgeschnitten, in verdünnter Kalilauge erwärmt, und dann von den weicherem Geweben befreit wurde. Wenn man die Haut in einem Tropfen Glycerin auf einem Objektträger ausbreitet

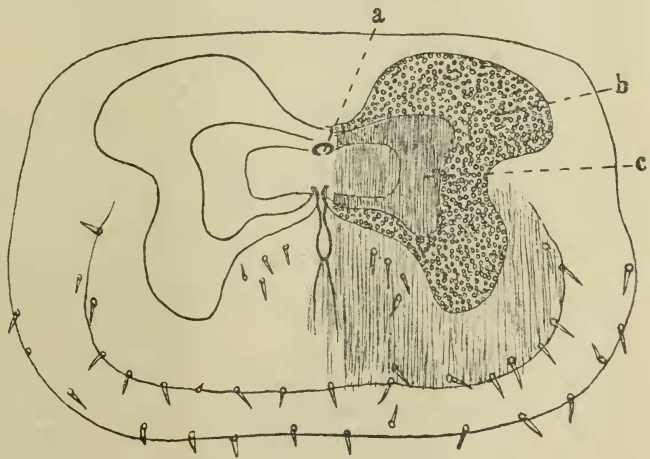


Fig. 5.

Fig. 4. Die Haut des hintersten Teiles des Abdomens beim Stadium I. a: After. b. die Porenzone, wo die Wachsfäden hervortreten. Nur die eine Hälfte ist ausgeführt (150:1). — Fig. 5. Die Haut des hinteren Teiles des Abdomens beim Stadium IV. a: After. b: Die Porenzone. c: Eine Fläche mit dickerem Chitin (150:1).

und sie mit schwacher Vergrößerung betrachtet, bekommt man ein Bild wie es Fig. 4 zeigt. Diese ist dem Larvenstadium I entnommen. Rings um den After verläuft in einiger Entfernung die Zone b, deren geschwungene Konturen scharf hervortreten. Sie erscheint dunkler als die übrige Haut wegen des dickeren Chitins, das von zahlreichen, etwa 850, Poren durchbohrt ist. Nur innerhalb dieser Zone, und zwar durch die eben erwähnten Poren, treten die Wachsfäden aus.

Die entsprechende Abdominalgegend des älteren Stadiums IV ist in Fig. 5 abgebildet. Auch hier sind die Poren der Drüsen in einer zierlich geformten Fläche b angehäuft. Gestalt und Lage sind ähnlich wie beim Stadium I. Nur ist der Flächeninhalt bedeutend größer, und die Anzahl der Poren wurde auf etwa 4000 berechnet. Innerhalb der Porenzone sind zwei Flächen c zu sehen, die wegen dickeren Chitins dunkel erscheinen.

Der ganze Wachsabsonderungsapparat wurde auf Schnittserien untersucht, die vorwiegend den Larvenstadien II und IV entstammten. Die Mikrophotographie I, Tafel IV, zeigt einen Horizontalschnitt durch das Abdomen einer Larve des Stadiums II. Zu beiden Seiten des Afters sieht man je einen Haufen großer, schlauchförmiger Zellen, die Drüsenzellen, welche zum größten Teil längsgeschnitten sind. In den blinden, nach dem Innern gewandten Enden schimmern die dunkel gefärbten Kerne hervor. Die äusseren Enden münden an bestimmten Partien der Haut aus (diese hat sich beim Konservieren losgelöst) und zwar innerhalb der früher beschriebenen Flächen. Einer jeden Pore entspricht eine Drüsenzelle. Unmittelbar in der Nähe des Afters erscheinen die Zellen querschnitts, weil sie sich in dieser Gegend auf- oder abwärts stark biegen, um, der Flächenfigur entsprechend, etwas entfernt von der Analöffnung zu münden. Uebrigens verlaufen die Schläuche nie ganz gerade, sondern machen Bogen nach der Seite oder noch öfter nach oben. Die Aufwärtskrümmung der Zellen kommt auch dadurch zum Vorschein, daß die Wachsfäden des lebenden Tieres, die aus ihnen hervorwachsen, sich über den Rücken nach vorne biegen.

Die Photographien II und III auf Taf. IV stellen etwas stärker vergrößert einen seitlichen Sagittalschnitt durch das Abdomen und einen Querschnitt durch die Drüsenregion dar. Man sieht, wie der Wachsabsonderungsapparat einen beträchtlichen Raum des hinteren Abdomens einnimmt. Im Bilde III treten schon die Lumina der Schlauchzellen, die in zwei großen Haufen angeordnet sind, deutlich hervor.

Obwohl die Drüsen im Stadium II relativ den größten Raum einnehmen, sind sie erst im letzten Stadium IV als ausgewachsen zu betrachten. Sie haben sich, den gesteigerten Anforderungen an ihre Leistungsfähigkeit entsprechend, an Zahl gewaltig vermehrt, aber nehmen doch einen ziemlich beschränkten Teil im hintersten Abdomen ein, wo sie sich in einer gut abgegrenzten Schicht dicht unter der Haut finden. Die einzelnen hier gleich langen Zellen sind besser voneinander zu unterscheiden und können deshalb auch mit größerem Erfolg untersucht werden.

Eine solche Zelle wird sehr stark vergrößert, und ein wenig schematisiert in Fig. 6, A längs-, B querschnitts, abgebildet. In dem unbedeutend angeschwollenen, blinden Ende liegt der große, ovale Kern. Nicht weit von diesem gegen die Mündung beginnt sich das Plasma an

die dünnen, kaum wahrnehmbaren Zellwände zu schmiegen. Auf diese Weise kommt die Zelle ein deutliches Lumen, in welchem sich das Sekret sammelt und dann nach den Poren transportiert wird. Im Plasma sieht man oft eine große Anzahl von Körnchen *c* unbekannter Funktion, die den Farbstoff gespeichert haben und deshalb dunkel erscheinen. Dicht an der Chitinhaut, zwischen die Drüsenzellen hineingeschoben, treten bisweilen sehr kleine, dunkler gefärbte Zellen *h* hervor. Das sind die eigentlichen Hypodermiszellen, aus welchen die Drüsen hervorgegangen sind, und die die Aufgabe haben, Chitin abzusondern. Fig. 6 B

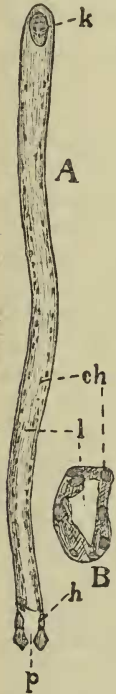


Fig. 6.

Fig. 6. Eine Wachsdrüsenzelle. A im Längsschnitt (1000 : 1), B im Querschnitt. *h*: der Kern; *ch*: Plasma mit Chromatinkörnchen; *l*: Lumen; *M*: Hypodermiszelle; *p*: Die Pore: etwa (2000 : 1).

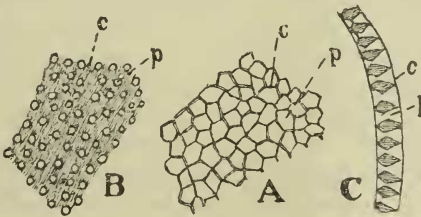


Fig. 7.

Fig. 7. Hautpartien aus der Porenzone. A bei höchster Einstellung von der Oberfläche, B bei mittlerer Einstellung gesehen. C ist ein Schnitt durch die Haut, die Poren längsgeschnitten zeigend. *C*: Chitin, *p*: Die Pore (etwa 800 : 1).

Drüsenzelle hin aber wieder erweitert und eckig. An 2—3 μ dünnen, besonders für diesen Zweck angefertigten Schnitten ist es gelungen, die Poren deutlich auch im Längsschnitt zu studieren. Fig. 7 C gibt davon ein Bild. Es ist ganz sichergestellt, daß es sich um offene, durch keine Membranen irgendwo verschlossene, echte Poren handelt. Diese Tatsache weicht von den Befunden anderer Autoren (besonders P. Mayer,²⁾ bei wachsabsondernden Cocciden) ab. Auch stimmen meine Ergebnisse nicht mit dem überein, was Berlese³⁾

²⁾ Mayer P., Zur Kenntnis von *Coccus cacti*. (Mitteilungen aus der zoologischen Station zu Neapel. Bd. 10.)

³⁾ Berlese A., *Gli Insetti*. Milano 1909. I. pag. 497.

als allgemeine Regel nicht nur für Wachsdrüsen bei Insekten, sondern für alle sezernierenden Zellen ektodermalen Ursprungs aufstellte, nämlich, daß diese einer direkten Kommunikation mit der äusseren Welt entbehren. Das Wachs müßte demnach immer durch eine porenlose, chitinöse Membran durchgeschwitzt werden, was wenigstens bei der Larve von *Psylla alni* entschieden nicht der Fall ist.

Außer den Larvenstadien II und IV ist auch noch das Stadium I durch einige Schnittserien untersucht worden. Die Drüsenzellen sind hier viel geringer an Zahl, nicht alle gleich groß und sie schieben sich unregelmäßig hier und da in Gruppen zwischen die übrigen Körperzellen hinein. Phot. V, Taf. IV, gibt einen 1000 mal vergrößerten Querschnitt der Drüsen wieder. Die dunklen Kerne sind zu sehen, dagegen keine Chromatinkörnchen im Plasma wie in älteren Drüsenzellen. Zu diesem Bilde werden wir bald zurückkommen.

Von allen wachsabsondernden Organen, die in der Literatur beschrieben wurden, gleichen die von *Psylla alni* am meisten denen von der Flatide *Salurnis marginellus*, den Bugnion und Popoff⁴⁾ untersuchten. Bei beiden Arten liegen die Drüsen in den 7. und 8. Abdominalsegmenten, die bei den Larven zusammengewachsen sind. Die Zellen sind beinahe von gleicher Form, nur bei *Psylla alni* bedeutend länger. Die Ausfuhrkanäle gleichen sich nicht, ebensowenig ist die Gruppierung der Drüsen dieselbe.

In ihrer Arbeit sprechen Bugnion und Popoff auf Seite 555 von einigen langgestreckten Zellen, die zwischen den Drüsenzellen an diesen entlang liegen. Sie glauben, daß die fraglichen Zellen aus tieferen Schichten hervorgeschoben worden sind um Wachsdrüsen zu werden. Daß sie durch Teilung der Wachszellen entstanden wären, glauben die Verff. nicht, weil: „Les cellules cirières ne présentent en effet presque jamais de noyaux doubles ou autres indices de division⁵⁾“. In der Fig. 12 ihrer Arbeit sieht man mehrere Zellen mit zwei oder sogar drei Lumina, und auf Seite 557 sagen die Verff. von diesen: „sans doute réunies en une seule dans un plan plus élevé.“

Betrachtet man nun näher unter meinen Mikrophotographien die Phot. 5, die dem Stadium I entstammt, so wird man mehrere Zellen finden, die zwei Lumina haben, und einige, die paarweise liegen, und so den Eindruck machen, als hätten sie einmal zusammengehört. Man weiß, daß die Zahl der Drüsenzellen von 350 beim Stadium I, bis 4000 beim Stadium IV angewachsen ist. Daß diese Zellen nicht beim Hautwechsel abgeworfen und von neuen ersetzt worden sind, dafür spricht schon die Tatsache, daß die Larve sofort nach der Häutung mit derselben, ja verstärkter Intensität die Wachsabscheidung vornimmt. Etwaige Anlagen neuer Drüsen hinter den alten konnten auch nicht entdeckt werden. Ist es denn unter diesen Umständen ausgeschlossen, daß die Drüsenzellen sich durch Teilung vermehren können? Zwar sind meine Bemühungen in 2—5 μ dünnen Schnitten, die auch den jüngsten Stadien entstammten, Mitosen zu entdecken nicht durch positive Ergebnisse gekrönt worden. Dies kann aber darauf beruhen, daß eben unter meinem darauf hin untersuchten Material keine Individuen sich befanden, die im Begriff waren, die wahrscheinlich sehr kurze Kernteilungsperiode vor dem Hautwechsel durchzumachen. Meine Phot. IV, die sich auf das fertige Larvenstadium IV bezieht, gibt keine solche Erscheinungen wieder, die als Teilungsindizien gedeutet werden könnten. (Fortsetzung folgt.)

⁴⁾ Bugnion E. et Popoff N., Les glandes cirières de Flata (*Phromia*) *marginella*. (Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences naturelles. Bd. 43.)

⁵⁾ Auf ihrer Fig. 9 haben die Verff. eine Zelle mit zwei Kernen abgebildet.